

Die Raupe von *Acronycta alni*.

Ein biologisches Räthsel.

Von

Dr. **A. Speyer.**

Daß viele Raupen theils durch Gleichheit ihrer Farbe mit der ihrer Umgebung, welche sie schwer von derselben unterscheidbar macht, theils durch täuschende Aehnlichkeit mit ungenießbaren Dingen, Pflanzentheilen, Aestchen u. dgl. eines wirksamen Schutzes gegen ihre Verfolger genießen, ist längst erkannt und richtig gewürdigt worden, in der That auch so in die Augen fallend, daß es der oberflächlichen Betrachtung nicht entgehen konnte. Viel neueren Datums ist die Beobachtung, daß viele Raupen und Schmetterlinge, die sich durch auffallende, lebhaft und bunte Farben auszeichnen, von Vögeln und anderen Entomophagen nicht angegriffen werden. Man hat diese grelle Färbung — und in vielen Fällen gewiß mit Recht — als schon von Weitem sichtbare Signatur der Ungenießbarkeit ihrer Träger aufgefaßt, als ein Widrigkeitszeichen (Weismann), bestimmt, die Raupe gleich beim ersten Blick als ein *Noli tangere* kenntlich zu machen und zu verhindern, daß sie, zumal von jungen, noch unerfahrenen Vögeln einmal mit anderen verwechselt und aus Versehen weggeschnappt werde. Die Thatsache der Immunität dieser Raupen steht jedenfalls nicht minder fest, als die jener reichgeschmückten, aber übelriechenden Heliconier und Danaiden, deren zahllose Schaaren die Ufer des Amazonenstromes beleben. Sie würde schon a priori daraus zu folgern sein, daß diese Thiere überhaupt existiren. Raupen, wie die vieler Cucullien (*Verbasci* und deren Verwandte, *Asteris*, *Lactucae* etc.), *Acronycten*, der *Lasiocampa neustria* u. v. a., welche ganz frei an hochstengeligen Pflanzen oder Bäumen, zum Theil zahlreich beisammen sitzen und schon von ferne durch ihre bunten Farben die Blicke auf sich ziehen, wären dem sicheren Untergange geweiht, wenn sie den Nachstellungen der Insectenfresser in gleichem Maße ausgesetzt wären, wie ihre wohlschmeckenderen Genossen. Es ist aber auch für mehrere derselben durch directe Versuche nachgewiesen worden, daß sie verschmäht werden. Eine *Lacerta viridis* u. A., mit welcher Weismann experimentirte, sonst nichts weniger als eine Kostverächterin, ließ die Raupen von *Euchelia jacobaeae*, *Las. neustria*, *Deilephila galii*, *Pap. machaon* und mehrere andere unberührt (Studien zur Descendenztheorie, II, S. 103 ff.)

Und Dr. H. Müller in Lippstadt schreibt mir zu einer eingesandten, bei Stadtberge in Westfalen auf *Lactuca muralis* gefundenen erwachsenen Raupe der *Cucullia lactucae*: „Ich nahm sie mit, weil die grellgelb und schwarze Zeichnung und ihr völlig offenes Umherkriechen mir sogleich die Vermuthung erweckte, daß sie durch widrige Säfte geschützt sein müsse und daß ihre Färbung als Widrigkeitszeichen (Weismann) oder Trutzfarbe (G. Jäger) diene. Der Versuch, den ich soeben mit ihr anstellte, hat diese Vermuthung bestätigt. Von den zahlreichen jungen und alten Hühnern meines Hühnerhofes rührten die meisten die Raupe, nach der sie neugierig die Häse ausstreckten, gar nicht an; einzelne pickten darnach, so zaghaft, daß ihre Schnäbel nur die Luft trafen. Einige endlich pickten an, warfen aber die Raupe weg oder gingen selbst davon, ohne einen zweiten Versuch zu machen. Nur ein junges Hähnchen sah ich nach einigen Minuten Zwischenraum zum zweiten Male anpicken“ (in lit. 31/7 1881).

Schützende Aehnlichkeit und Widrigkeit, Schutz- und Trutzfarbe, schließen sich nothwendig gegenseitig aus. Ein Thier, welches seiner Ungenießbarkeit wegen oder aus einem anderen Grunde einer Verfolgung seitens der Insectenfresser überhaupt nicht ausgesetzt ist, bedarf keiner sympathischen Färbung und keiner Verkleidung, um diese zu täuschen; und wo solche Schutzmittel vorhanden sind, da beweisen sie eben, daß das Thier verfolgt wird. Da ist es denn eine nicht leicht erklärliche Erscheinung, daß Schutz- und Trutzfarbe, und zwar beide in hoher Ausbildung, während eines Raupenlebens mit einander wechseln. Im vorletzten Raupenstadium, (jüngere Raupen habe ich nicht gesehen), gleicht *Acronycta alni* bekanntlich einem Vogelexcrement so täuschend, daß sie als ein recht ausgesprochenes Beispiel von Mimicry dieser Art gelten darf. (Siehe H. Müller: „Schützende Aehnlichkeit einheimischer Insecten. Kosmos, III. Jahrg., Heft 7).

Wenn die Raupe aber die Hülle, welche sie bis dahin getragen, zum letzten Male sprengt, steigt aus derselben jenes tief blauschwarze, grell gelb gefleckte, mit langen, am Ende platt erweiterten Haaren versehene Geschöpf hervor, welches weder mit Vogelmist, noch mit irgend einem anderen mir bekannten Dinge die geringste Aehnlichkeit hat. So gut man ja auch im Voraus weiß, was kommen wird, immer behält der Vorgang (den ich selbst mit angesehen) für den Beobachter etwas Ueberraschendes. Die ausgeprägte Schutzfärbung ist plötzlich in eine Trutzfärbung umgeschlagen, die in ihrem Genre nicht minder ihres Gleichen sucht. Ginge mit dieser Um-

wandlung eine Veränderung der Lebensweise parallel, so würde in dieser vielleicht der Schlüssel zur Erklärung des Räthsels gegeben sein. Aber Nahrung und Sitten bleiben ganz dieselben, welche sie vor der letzten Häutung gewesen waren. Die Raupe ruht den ganzen Tag über, wenn sie nicht gerade frißt, in halb gekrümmter Stellung auf der Oberseite eines Blattes, eben so offen und unbesorgt, wie sie es that, ehe sie ihr bescheidenes Schutzkleid mit dem weithin leuchtenden Prachtgewande des letzten Stadiums vertauscht hatte. Welcher Umstand verleiht ihr jetzt dieselbe Sicherheit, die sie bis dahin der Aehnlichkeit mit Vogelmist zu danken hatte? Daß ihre Säftemasse ohne Aenderung der Nahrung oder sonst einen erkennbaren Grund plötzlich aus einer genießbaren in eine ungenießbare verwandelt worden sei, läßt sich kaum glauben. Und warum entäußert sie sich überhaupt der Schutzfärbung, statt sie bis zum Schlusse ihres Larvenlebens beizubehalten?

Was diesen letzten Punkt betrifft, so lassen analoge Vorgänge bei anderen Raupen daran denken, daß die bisherige Verkleidung zwar, so lange die Raupe noch klein war, das Auge ihrer Feinde zu täuschen vermochte, der großen erwachsenen Raupe aber nicht mehr ausreichenden Schutz gewährte. In der That sind es (soweit ich mich erinnern kann) nur kleine Thiere, welche Vogeldung in ganz ähnlicher Weise wie *Alni* nachahmen. So die *Penthina*-Arten der *Pruniana*-Gruppe und die ebenfalls ein Stückchen „Spatzendreck“ in unübertrefflicher Treue darstellende Puppe von *Thecla pruni*. Die Raupe von *Thyatira batis*, welche auch durch Aehnlichkeit mit einem Vogelexcrement geschützt ist und deshalb auch bei Tage auf der Oberseite eines Brombeer- oder Himbeerblattes ruhig sitzen bleibt (im Gegensatz zu ihrer, sich sorgfältig verborgen haltenden Verwandten *Derasa*), erreicht zwar die Größe der erwachsenen *Alni*, ahmt aber nicht den zweifarbigen (schwärzlichen und weißlichen) Vogelmist nach, wie jene, sondern einen ziemlich einfarbig braunen und wird dabei durch ihre sonderbare Gestalt und Haltung unterstützt. Es fehlt auch nicht an Beispielen sehr beträchtlicher, mit der letzten Häutung eintretender Umformungen bei anderen Raupen, die ebenso wenig, wie bei *Alni*, mit einer Veränderung der Lebensweise verbunden sind, (z. B. bei *Agria tau*, die dabei die langen rothen Dornen ihres Jugendalters verliert) und auf eine Veränderung des Schutzbedürfnisses mit der wachsenden Größe des Thieres hinweisen. Der Grund, welcher den Wechsel nöthig macht, und die Art wie er vollzogen wird, kann bei der Mannigfaltigkeit der Raupenformen sehr verschieden und die richtige Einsicht in

den ursächlichen Zusammenhang der Erscheinungen wird nicht immer leicht zu gewinnen sein.

Lassen wir einmal für das Bedürfniß eines Formenwechsels bei der Alni-Raupe die obige Erklärung, so wenig präzise sie ist, gelten, so fragt sich weiter: was bedeutet der Umschlag in das entgegengesetzte Extrem? Es scheinen hier nur zwei Erklärungen zulässig. Entweder: die auffallende Färbung ist doch ein Widrigkeitszeichen — es wäre möglich, daß auch ohne eine Veränderung der Säftemasse im Ganzen die Raupe mit der letzten Häutung eine Eigenschaft erworben hätte, die sie ihren Feinden nicht ferner als annehmlchen Bissen erscheinen ließe, etwa einen widerlichen (von den sonderbar gestalteten Haaren ausströmenden?) Geruch. Ich habe leider die Gelegenheit unbenutzt gelassen, erwachsene Raupen zu riechen, um zu erproben, ob ein solcher Geruch vorhanden, resp. für menschliche Nasen bemerklich sei. Oder: das neue Kleid ist nicht sowohl dazu bestimmt, als Aushängeschild der Ungenießbarkeit zu dienen, es soll vielmehr der Raupe ein ungewöhnliches, die Feinde schreckendes Ansehen geben, es ist ein Trutzkleid im eigentlichen Sinne. Versuche, wie sie Weismann mit anderen Raupen (*Choerocampa elpenor*) angestellt hat, könnten hierüber wohl einiges Licht verbreiten, es wird sich aber nicht leicht jemand dazu herbeilassen, eine so werthvolle Beute der Gefahr auszusetzen, bei dieser Gelegenheit am Ende doch von einem unerschrockenen Spatz, wenn auch nur aus Versehen, verschluckt zu werden. Ob grelle Färbung als Widrigkeitszeichen oder Schreckmittel zu deuten ist, bleibt für manche Fälle noch eine offene Frage. Daß aber die auffallende, fremdartige Erscheinung einer erwachsenen Alni-Raupe ganz dazu angethan ist, kleineren und furchtsamen Vögeln, wie es die meisten Insectenfresser sind, Scheu einzufloßen, läßt sich wohl annehmen.

Eine so abrupt eintretende und bedeutungsvolle Umformung, wie bei Alni, findet wohl bei keiner anderen Art ihrer Gattung statt. Ich muß indeß bemerken, daß mir die meisten derselben nur im letzten Stadium ihres Larvenlebens aus eigener Erfahrung bekannt sind, einige wenige im vorletzten, keine in einem früheren, und daß ich auch in der zu Rathe gezogenen Literatur selten mehr als die Beschreibung der erwachsenen Raupe gefunden habe. In diesem letzten Stadium stimmen aber fast alle einheimischen *Acronycta*-Raupen mit Alni darin überein, daß sie ganz frei leben, zum Theil auch (wie *Megacephala*, *Aceris*, *Leporina*) gleich jener auf der Oberseite eines Blattes in gekrümmter Stellung zu ruhen pflegen. Die meisten

sind bunt und lebhaft gefärbt, aber keine denkt daran, sich zu verbergen, sie müssen also nicht weniger Grund dazu haben, sich sicher zu fühlen, als Alni. Bei der großen Verschiedenheit, welche die Raupen der Acronycten in Gestalt, Behaarung etc. (im Contrast zu ihren homogen gebildeten Schmetterlingen) zeigen, läßt sich vermuthen, daß dem Schutzbedürfniß bei den einzelnen Arten in ebenso verschiedener Weise entsprochen ist. Die lange und dichte Behaarung mag den einen nützlich, die grelle Farbe der anderen Widrigkeitszeichen oder Trutzfarbe sein; bei einigen, wie bei *Aceris*, verbindet sich beides. Die Raupe von *Psi* nimmt bei drohender Gefahr nach Borkhausen's Beobachtungen eine Schreckstellung ein, wie die *Choerocampa*-Raupen, nur daß hier der lange Rückenzapfen des vierten Segments die Rolle übernimmt, welche dort die augenartigen Flecke spielen. „Wenn die Raupe Gefahr merkt, so setzt sie sich mit den Bauchfüßen fest, richtet den ganzen Vorderleib in die Höhe, krümmt solchen unterwärts, daß der Kopf verborgen ist und der Rückenzapfen wie ein Horn gerade vorsteht, und so bietet sie dann ihren Feinden Trotz. In dieser Stellung bleibt sie so lange, bis sie keine Gefahr mehr merkt“ (Europ. Schmetterl. IV. S. 241). Ich muß gestehen, daß ich dem Benehmen der recht gemeinen Raupe bis jetzt wenig Aufmerksamkeit geschenkt habe, bezweifle aber nicht, daß Borkhausen's Angaben richtig sind. Schützende Aehnlichkeit, aber in ganz verschiedener Richtung als bei der jungen Alni, kommt der Raupe von *Leporina* zu statten, die, wenn sie zusammengekrümmt auf einem Blatte sitzt, in der That mehr Flaumfedern oder einer Haarflocke ähnelt als einem lebenden Wesen. Sympathische Färbung, das Grün der Blätter, zeigt unter den mir in natura bekannten Acronycta-Raupen nur die von *Ligustri*. Sie sucht sich auch den Blicken ihrer Feinde mehr zu entziehen als die übrigen; ihr gewöhnlicher Ruheplatz ist die Unterseite, nicht die Oberseite der Blätter, und Umriß und Größe der erwachsenen Raupe entsprechen ungefähr denen der Blättchen des Ligusterstrauches. Auch der Schmetterling zeigt einige leichte Abweichungen vom Typus der Gattung, die Herrn P. C. T. Snellen bewogen haben, *Ligustri* (in seinem vortrefflichen Werke: *De Vlinders van Nederland*) als eigene Gattung *Craniophora* von *Acronycta* zu trennen.

So guten Grund wir nun haben, zu schließen, daß ganz offen lebende Raupen, wie Alni und ihre Verwandten, irgend welchen Schutzes vor den Nachstellungen der Insectenfresser genießen müssen, mögen sie diesen nun sympathischer Färbung, der Aehnlichkeit mit leblosen Dingen, der Ungenießbarkeit oder

einem abschreckenden Ansehen zu danken haben, so gewiß ist es, daß alle diese schönen Dinge machtlos bleiben jenen Verfolgern gegenüber, welche ihrer eigenen Classe angehören, den Schmarotzern aus den Ordnungen der Hymenopteren und Dipteren. Gerade Alni*) und andere Acronycten habe ich relativ häufig angestochen gefunden, überhaupt aber scheint es für die armen Raupen gar kein Schutzmittel gegen diese ihre grausamsten Feinde zu geben. Kein Versteck, auch nicht der Aufenthalt im Innern von Pflanzentheilen oder in tragbaren Röhren, kein dichtes Haarkleid, kein noch so fremdartiges Ansehen, keine Verkleidung, kein übler Geruch und Geschmack bewahrt sie vor dem harten Geschick, sich die Eier ihrer Verfolger in oder auf den Leib legen lassen und deren schmarotzende Brut mit dem eigenen Blute groß ziehen zu müssen.

Wie aber geht es zu, daß Mimicry nur das Auge des einen Theiles der Feinde täuscht, nicht das des andern, Trutfärbung nur jenem Scheu einflößt, nicht diesem? Die Erklärung giebt das wesentlich verschiedene Verhältniß an die Hand, in welchem Insectivoren und Schmarotzer sich den Raupen gegenüber befinden. Nicht diesen allein ist das Vermögen zu nützlichen Anpassungen gegeben, es kommt ebenso ihren Verfolgern zu gute. Es ist aber einleuchtend, daß wenn alle Feinde der Raupen von vorn herein in der Lage gewesen wären, den sich aus leisen Anfängen allmählig zu immer höherer Vollkommenheit entwickelnden Schutzvorrichtungen ihrer Nahrungsobjecte durch schritthaltenden Anpassungen zu begegnen und sie dadurch unwirksam zu machen, Vorrichtungen dieser Art, wie wir sie jetzt bei so vielen Raupen finden, als völlig unnütz, gar nicht zur Ausbildung hätten gelangen können. Ihr Vorhandensein beweist, daß eben nicht alle in dieser günstigen Lage waren. Eine solche muß unbedingt bei jenen vorausgesetzt werden, deren Existenz an eine einzige Raupenart oder doch an wenige Arten derselben gebunden ist, die also zu Grunde gehen müßten, wenn es diesen gelänge, sich ihren Nachstellungen zu entziehen. Diesem Theile der Raupenfeinde ist denn auch die Aufgabe durch ihre relative Einfachheit erleichtert. Wo die Aufmerksamkeit nur einem einzelnen oder wenigen und meist ähnlichen Objecten zugewandt zu sein, die Anpassung der Sinne und geistigen Fähigkeiten nur nach einer bestimmten Richtung hin zu geschehen braucht, wird die Möglichkeit gegeben sein, die

*) Wiederholt erschien statt des Schmetterlings ein Paniscus (testaceus oder eine diesem sehr ähnliche Art), und einer noch im vorletzten Stadium befindlichen Raupe brachte eine kleinere Ichneumoniden-Art den Untergang.

wachsenden Schwierigkeiten mit entsprechender Vervollkommnung der Angriffsmittel pari passu zu begleiten — wie es die moderne Kriegskunst verstanden hat, die Durchschlagskraft der Geschütze gegenüber der wachsenden Stärke der Panzerplatten zu steigern. In diesem Verhältnisse steht wohl die Mehrzahl der Schmarotzer zu ihren Wirthen, ich weiß aber nicht, ob irgend ein Wirbelthier existirt, welches sich nur von einer einzigen Insectenspecies oder überhaupt von Raupen allein ernährte. Bei weitem die meisten Insectenfresser sind bekanntlich in ihrer Ernährung nicht auf einzelne Arten, nicht einmal auf einzelne Ordnungen der Gliederthiere beschränkt, sie fressen Thiere der allerverschiedensten Art, Spinnen, Käfer, Schmetterlinge, Fliegen etc., Larven sowohl als Imagines, wie sie ihnen Ort und Zeit gerade in den Weg führen; nicht wenige genießen neben der animalischen Kost auch noch vegetabilische. Mit der Menge und Heterogenität der die Aufmerksamkeit beschäftigenden Objecte muß aber die Schwierigkeit der Aufgabe wachsen, die Möglichkeit schwinden, mit den Veränderungen Schritt zu halten, welche etwa ein und das andere derselben zu besserem Schutze eingeht. Es wird das höchstens in Bezug auf diejenigen Beutethiere thunlich bleiben, welche den wesentlichsten Beitrag zum Unterhalt der verfolgenden Art liefern, (wenn solche vorhanden sind), nicht auf die Masse der übrigen, mehr gelegentlich genossenen. Diese Classe von Entomophagen ist also nicht in der Lage, den schützenden Veränderungen jedes einzelnen der ihr zur Nahrung dienenden Thiere durch parallel gehende Anpassungen zu begegnen und sie bedarf auch einer solchen Befähigung nicht, da hier die Wahl unter Vielem und Verschiedenartigem frei steht.

Alni lebt auf fast allen Arten unserer Laubhölzer. Aus eigener Erfahrung kann ich als Nahrungspflanzen nennen: Erlen, Birken, Eichen, Buchen, Linden, Kirschen, Himbeeren, Rosen, (*Rosa canina*) und Weiden (*Salix alba*). Sie ist hier so selten, wie überall in Europa, und lebt so vereinzelt, daß es mir nie gelungen ist, an der Stelle, wo ich eine Raupe gefunden hatte, eifrigen Suchens unerachtet, eine zweite zu erbeuten. Ihre Erscheinungszeit fällt zwischen Mitte oder Ende Juni und Anfang September, bei weitem am öftersten fand ich sie im Juli. Der Falter wurde im Freien Mitte Mai und in der ersten Junihälfte an Baumstämmen gefunden. Alle meine Puppen überwinterten; daß aber mitunter auch bei ihr, wie bei den übrigen *Acronycten*, eine zweite Generation vorkommt, läßt sich daraus schließen; daß ich einst noch am 3. October (1877) eine noch nicht ganz erwachsene Raupe von einem Buchenbusche abklopfte.